



TITLE:

# 北方落葉広葉樹林における林冠木種の若木の樹冠の動態と維持

AUTHOR(S):

寄元, 道德; 木村, 庄治

---

CITATION:

寄元, 道德 ...[et al]. 北方落葉広葉樹林における林冠木種の若木の樹冠の動態と維持. 京都大学農学部演習林報告 1993, 65: 85-93

ISSUE DATE:

1993-12-24

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/192052>

RIGHT:

# 北方落葉広葉樹林における林冠木種の

## 若木の樹冠の動態と維持

寄元 道德・木村 庄治

Dynamics and maintenance in crown of saplings of canopy trees  
in a northern deciduous hardwood forest

Michinori SAKIMOTO and Shouji KIMURA

### 要 旨

落葉広葉樹林の閉鎖林下における4林冠木種の若木について、単木当りの着葉量と樹高の関係を調べた。着葉量はいずれの樹種も樹高4 m程までは指数関数的に増加したが、4 m以上の樹高では樹高にかかわらず一定化し、増加相と定常相が存在した。被陰下において単木がつけられる葉数には上限があることを示していた。

ミズナラとヤチダモの樹冠の基本単位である芽や当年シュートの構造と動態を調べた。当年生シュートは5 cmを越えるものは殆どなく小型化していた。芽の活性率は、ミズナラが35%程度、ヤチダモが20%とかなり低かった。シュートの伸長は、5月末から6月初めに始まり、6月下旬から7月初めに停止し、約1ヶ月で成長を完了した。一つのシュートの芽の生産率は、いずれも6個程度であり、実際に伸長する芽の数は1～2個と極めて少なかった。個体当りの当年生シュート数は、経年的には有意な差がみられずほぼ一定していた。

落葉広葉樹林の閉鎖林下において定常相に達した林冠木種の若木は、樹高成長を抑え被陰下において効率的な生産を行う上で有利と考えられる傘型に樹形を変えとともに、非同化器官の増加につながる基本単位のサイズや数を増加させることなく維持していることが明かとなった。

### は じ め に

北海道における広葉樹研究は数多くなされてきており、葉の生存様式に注目した進化生態学的な研究(Kikuzawa 1983, 1984)や単葉の光合成研究(小池 1985, Koike 1990)などおこなわれてきている。また、一方では、林冠木の生産構造や現存量といった生産生態学的な研究(只木 1976)、林分の密度管理研究(菊沢 1978, 1979)、実生段階における消長・発達過程に関する研究(Seiwa and Kikuzawa 1991, 清和 1991)などがおこなわれてきており、道内の主要な広葉樹や林分レベルの性質が明らかにされてきている。こうした研究が対象としているのは、主に林木の生活史の初期と後期の段階のものであり、生活史の中期にあたる若木段階については殆ど触れていない。

林冠層を構成する樹種は、ふつう、森林下層を経て林冠層に到達する。したがって、林冠木種の更新を考える上では、実生段階の挙動だけでなく生活史の中期にあたる下層段階における林冠

本種の若木の挙動を押さえる必要がある。

樹木の樹冠は、芽、葉、シュートといった基本単位から構成されていることから、樹木の成長はこうした基本単位の動態の上に成立していると考えられる。そこで、本研究では、落葉広葉樹林の林冠木種が森林の下層段階においてどのように維持されているのかを調べる目的で、閉鎖林下に生育している林冠木種の若木の樹冠を構成する葉、芽、シュートの構造や動態を解析し、閉鎖林下における個体維持様式を検討した。

本研究を進めるにあたり、北海道演習林の谷口直文、山内隆之、大窪勝の各技官には御協力をいただいた。また、川那辺三郎教授と武田博清助教授には御批判と助言を賜わった。ここに記して感謝の意を表する。

### 調査地および方法

本調査は、北海道東部にある釧路市の北方50kmに位置する京都大学農学部附属北海道演習林（標茶区）の落葉広葉樹林において行われた。この森林は、ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*)、イタヤカエデ (*Acer mono*)、ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*)、そしてハルニレ (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) といった樹種が優占する落葉性広葉樹林である。演習林一帯は、起伏の緩やかな準平原状の地形が広がっている。調査地は、尾根沿いの平坦地に設置した。

調査地は、ミズナラ、ハルニレ、イタヤカエデ、ヤチダモが優占していた。胸高直径10cm以上の個体の胸高断面積と立木密度は、31.7m<sup>2</sup>/haと467本/haであった。また、調査地の下層（地上4m）における相対照度は、13±4.9%であった。

葉数：閉鎖林下に生育しているミズナラ、イタヤカエデ、ヤチダモ、ハルニレのそれぞれについて、樹高1～6mの個体を40～50本ずつ選び、樹高と着葉数を1991年7月下旬に測った。

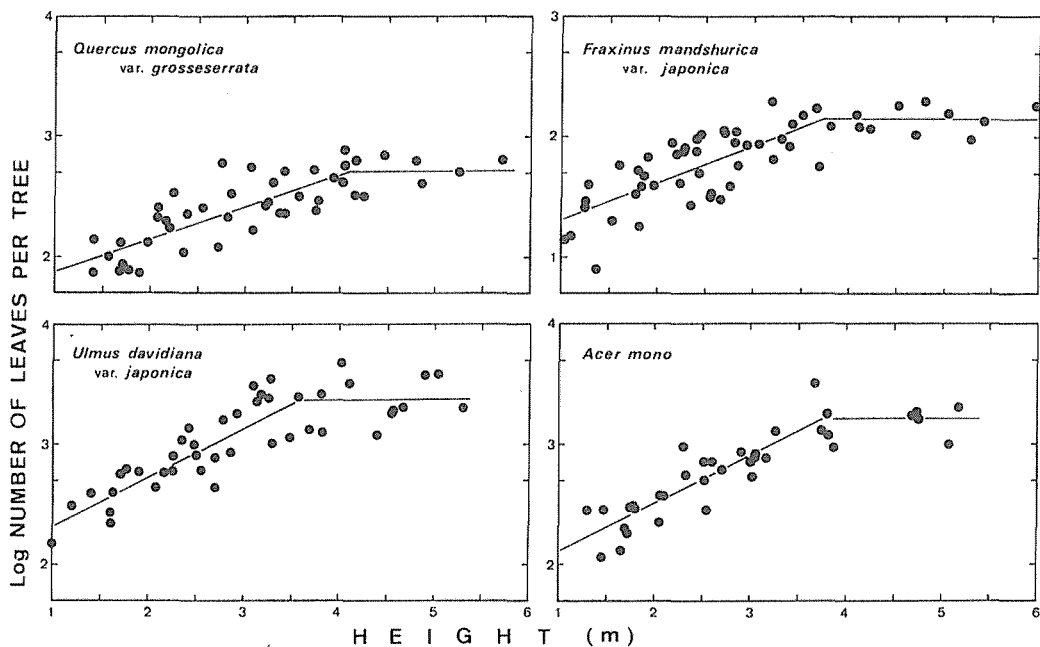


Fig 1 Relationships between the number of leaves per tree and tree height.

当年生シュートの測定：閉鎖林下に生育している樹高4 m程のミズナラ、ヤチダモについて、それぞれの個体を5本ずつ選び出した。そして、1991年の11月に当年生シュートの数を調べた。また、樹冠を上部から20cm間隔に層別化し、それぞれの層位にある当年生シュートを数本ずつ選び番号をつけた。さらに、それぞれのシュートについている全ての芽をスケッチし、番号をふった。1992年5月から、1週間から1ヶ月の間隔でシュートの伸びを測った。また、1992年の10月に、前年にマークした芽の挙動（活動、休眠、枯死）を調べるとともに、一つの芽から生産された芽の数（芽の生産率）も調べた。1992年の7月下旬に、調査木全てについて、当年生シュートの長さそれぞれのシュートにつく葉数を測定した。

## 結 果

### 1. 葉量と樹高の関係

図-1は、ミズナラ、ヤチダモ、イタヤカエデ、そしてハルニレについて、単木当りの着葉数と樹高の関係を示したものである。着葉数は、いずれの樹種も樹高3～4 mまでは樹高にともない指数関数的に増加したが、それ以上の樹高では樹高にかかわらず葉量は変わらない傾向を示し、増加相と定常相の二相が存在した。樹高にかかわらず着葉量が変わらなくなる樹高（以下、臨界樹高という）は、ハルニレの3.5 mからミズナラの4.1 mまで異なった。

表-1と2は、定常相における着葉数および葉面積、そして単葉面積を示したものである。定常相における着葉数は、ヤチダモの140枚からハルニレの2,400枚までかなり異なった。単葉面積は、単葉のハルニレの11cm<sup>2</sup>から複葉のヤチダモの172cm<sup>2</sup>まで大きく異なった。また、個体当りの葉面積は、ミズナラの22,000cm<sup>2</sup>からイタヤカエデの36,000cm<sup>2</sup>と葉数ほどには差がなかった。

### 2. 基本単位の構造

図-2は、ミズナラとヤチダモについて、当年生シュートの長さそれぞれのシュートにつく葉の枚数との関係を示したものである。いずれの樹種も、直線関係が見られた（ $p < 0.01$ ）。当年シュートの長さと着葉数との間に従属関係が見られたことから、以下では、ミズナラとヤチダモについて、当年生のシュートを単位として単木のシュートの構造と動態を解析していく。

Table 1 Numbers and areas of leaves in the stationary phase

Species	Number of trees	Number of leaves per tree	Total leaf area (cm <sup>2</sup> )
<i>Q. mongolica</i>	7	530	22048
<i>var. grosseserrata</i>			
<i>A. mono</i>	6	1630	36186
<i>F. mandshurica</i>	11	140	24108
<i>var. japonica</i>			
<i>U. davidiana</i>	12	2400	27120
<i>var. japonica</i>			

Table 2 Single leaf area and leaf type

Species	Area (cm <sup>2</sup> )	Type
<i>Q. mongolica</i>	41.6 ± 25.9	Simple
<i>A. mono</i>	22.2 ± 10.3	Simple
<i>F. mandshurica</i>	172.2 ± 105.5	Compound
<i>U. davidiana</i>	11.3 ± 8.2	Simple

Mean with standard deviation

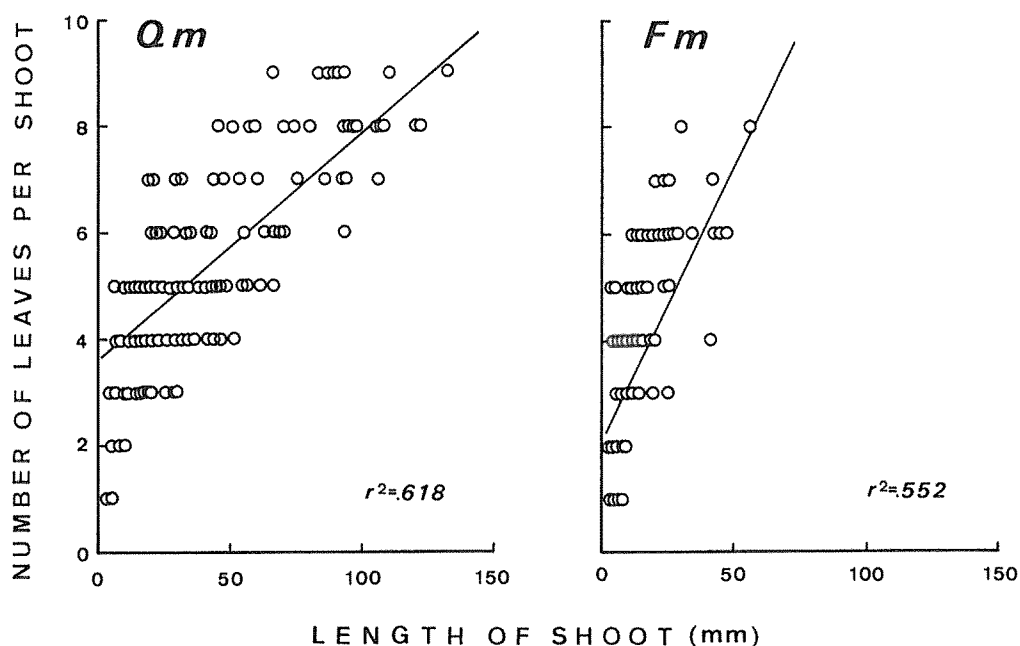


Fig 2 Relationships between number of leaves per shoot and length of current shoot.  
Qm: *Quercus mongolica*, Fm: *Fraxinus mandshurica*

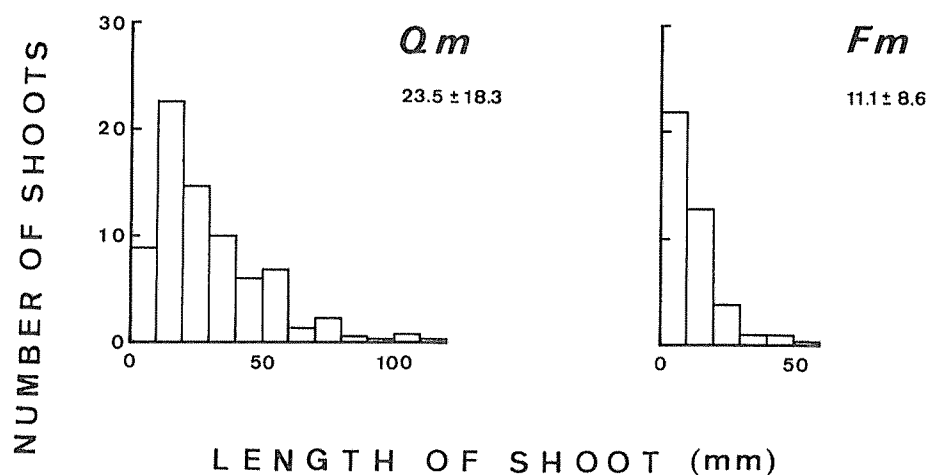


Fig 3 Frequency distributions of length of current shoot.  
Abbreviations of plant names are same as in Fig. 2.  
Small figure indicates mean and standard deviation

図-3は、一本の木についている当年生シュートの長さの頻度分布を示したものである。ミズナラは、最長が100mm程度で10~20mmクラスにモードをもつ頻度分布を示し、平均は $23.5 \pm 18.3$ mmであった。一方、ヤチダモは、最長が50mm程度で0~10mmクラスにモードをもつ分布を示し、平

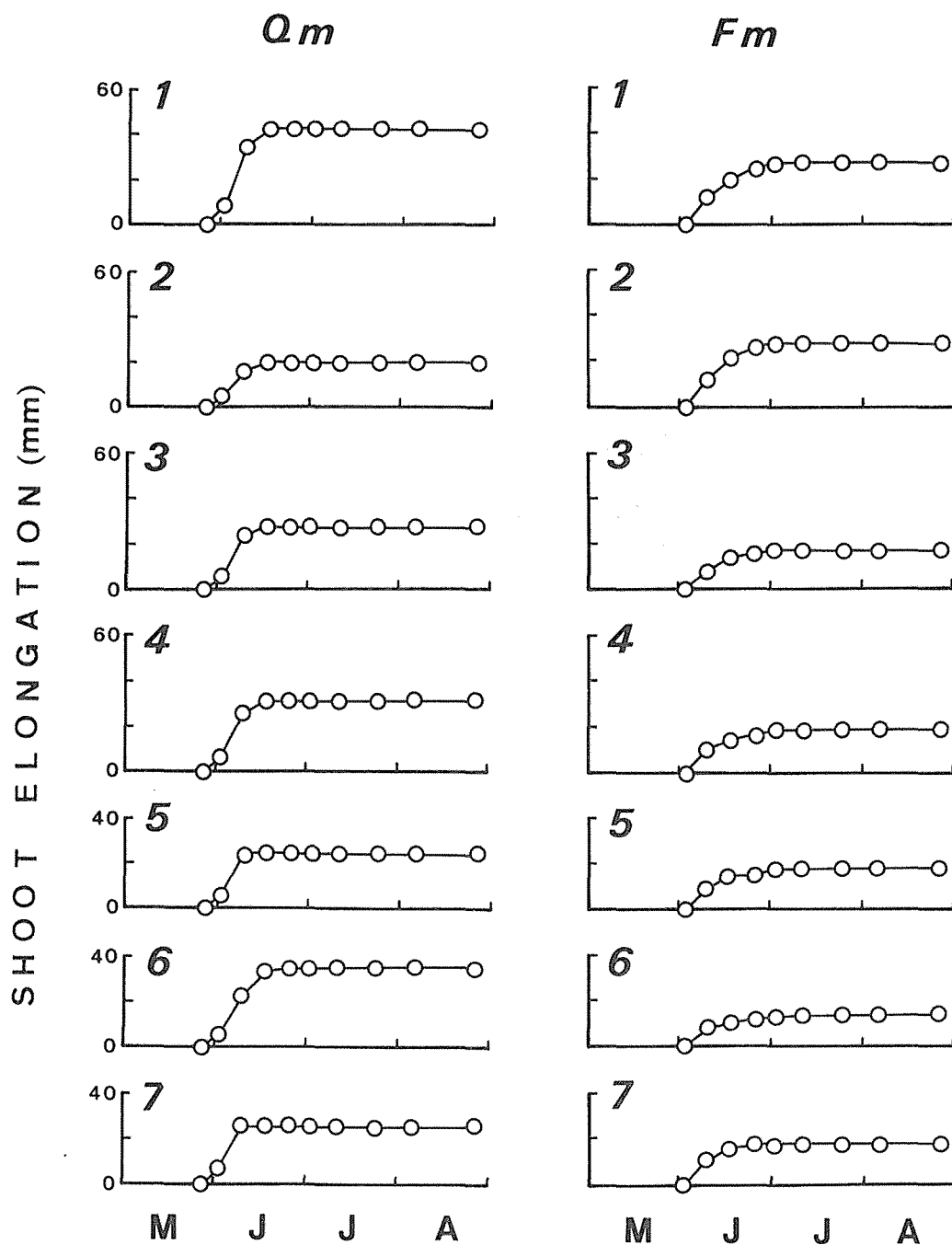


Fig 4 Seasonal course of shoot elongation at different layer within a crown.

均は $11.1 \pm 8.6\text{mm}$ であった。いずれの樹種も、当年シュートの長さはかなり短かった。

### 3. 基本単位の季節的動態

図-4は、層位別にシュートの季節的な伸長様式を示したものである。ミズナラは、いずれの

層位においても5月の末に伸長を開始し、6月の下旬に停止した。ヤチダモは、いずれの層位においても6月の初めに伸長を開始し、7月の初旬に停止した。シュートの伸長期間は、いずれの樹種も1ヶ月程度となり、かなり短期間に成長を完了していることが明かとなった。一方、年間伸長量は、いずれの樹種においても樹冠上部で大きく下部で小さく、概して、樹冠下方へ小さくなる傾向を示した。

図-5は、一成長期を経過した芽の挙動を層位別に示したものである。ミズナラの活動芽、休眠芽、枯死芽の比率は、それぞれ35%、15%、50%であり、ヤチダモの活動芽、休眠芽、枯死芽の

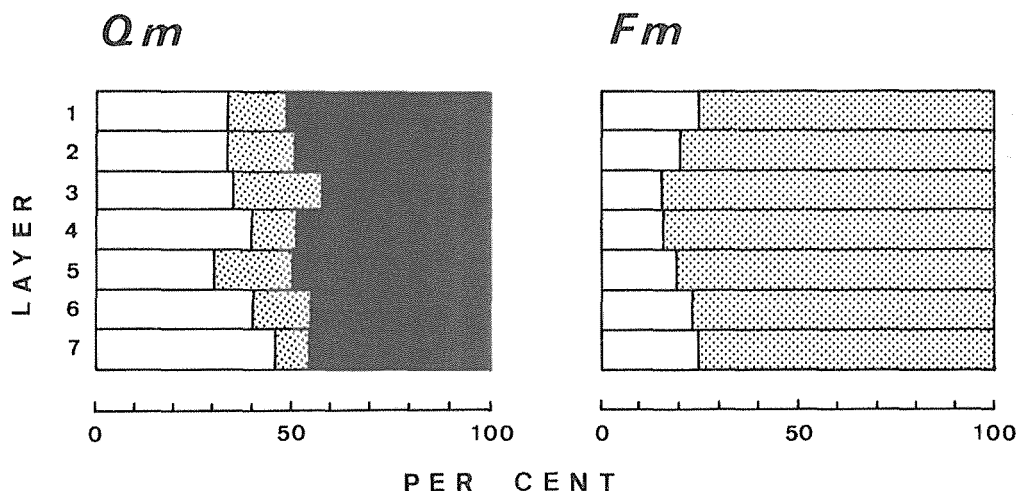


Fig 5 Dynamics of buds at different layer within a crown.  
□ Active, ▨ Dormant, ■ Dead

比率は、それぞれ20%、80%、0%であった。こうした芽の挙動比率は、樹種間においてかなり異なったにもかかわらず、層位間では大きな差が見られなかったことから、種に特有なものであることが示唆された。ミズナラとヤチダモの活動芽の比率（活性率）は、20~40%程度であった。

トマツの芽の活動芽の比率は80~90%になっているという報告があり（寄元他1992）、これに較べると、ミズナラとヤチダモの芽の活性はかなり低い。

表-3は、一つの芽から生産された芽の数（芽の生産率）を層位別に示したものである。ミズナラの芽の生産率は、6~7個程度であり、ヤチダモのそれは5~6個程度であった。芽の生産率は、いずれの種も樹冠最上部において高かった。ミズナラは層位に沿っての傾向は見られなかったが（ $r = -0.591$ ,  $p > 0.05$ ）、ヤチダモは層位に沿って有意に低くなる傾向が見られた（ $r = -0.809$ ,  $p < 0.05$ ）。

Table 3 Bud production rate per bud

Layer	Species	
	<i>Q. mongolica</i>	<i>F. mandschurica</i>
1	7.3±2.9	6.3±2.3
2	6.0±2.5	6.3±0.9
3	6.3±2.8	6.0±0.8
4	5.9±3.1	5.0±1.3
5	6.0±1.1	5.9±1.5
6	5.9±1.8	4.5±1.7
7	6.2±2.7	5.0±0.9

Mean with standard deviation

#### 4. 基本単位の経年的動態

表-4は、一樹体についている当年生シュートの数の経年変化を示したものである。ミズナラ

とヤチダモの1991年のシュート数と1992年のそれには有意な差が見られず、経年的にはほぼ一定していることが明かとなった。

### 5. 樹形

図-6は、閉鎖林下に生育しているミズナラ、イタヤカエデ、ヤチダモ、ハルニレの樹形を示したものである。いずれの樹種も主軸は明瞭でなく、側方に枝が発達し樹冠上面が平たくなった樹形になっていることがうかがえる。

Table 4 Annual change in number of current shoots per tree

Species	Year	1991	1992
<i>Q. mongolica</i>		75±17	88±24 <sup>m</sup>
<i>F. mandshurica</i>		41±12	39±13 <sup>m</sup>

Mean with standard deviation

Significance level: <sup>m</sup> p>0.05

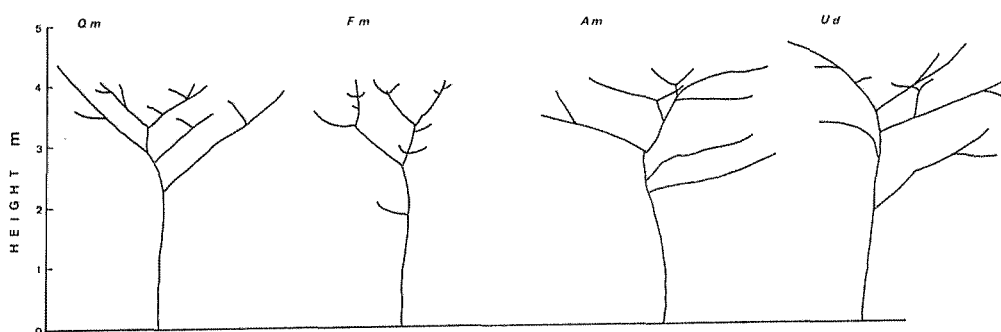


Fig 6 Branching architecture of four sapling tree species.

Am: *Acer mono*, Ud: *Ulmus davidiana*

## 考 察

単木当りの着葉量と樹高の間に見られた増加相と定常相の二相の存在は、ヒノキ林下に生育している灌木6種 (Ardhana et al. 1988) とアカマツ・ヒノキ混交林下に生育しているヒノキの若木 (崙元・武田 1989) において報告されてきている。閉鎖林下においては、灌木種だけでなく林冠層を構成する林冠木種の若木においても着葉量に限度があることが明かとなった。また、広葉樹4種における増加相から定常相への変曲点 (以下、臨界樹高という) は、4 m前後であった。ヒノキ林下における灌木種の臨界樹高は、いずれも2 m程度となっている (Ardhana et al. 1988) のに対して、林冠木であるヒノキの若木の臨界樹高は3 m強となっている (崙元・武田 1989) ことが報告されている。こうした研究報告に見られる臨界樹高の違いは、臨界樹高が樹種によって異なることを示唆しているが、それぞれの森林における臨界樹高は類似していることから、臨界樹高は、むしろ林冠を構成する樹種に応じて大きく変わる (崙元・武田 1989) ものと考えられる。

個体当りの葉面積は、ミズナラ、ヤチダモ、ハルニレが24,000cm<sup>2</sup>程度であったのに対して、イタヤカエデが36,000cm<sup>2</sup>程度であった。小池 (1985) は、北海道の落葉広葉樹24種について光合成速度を調べた。その中で、ミズナラ、ヤチダモ、そしてハルニレの光飽和点における光合成速度は、いずれも12mgCO<sub>2</sub>・dm<sup>-2</sup>・hr<sup>-1</sup>程度と類似しているのに対し、イタヤカエデのそれは7 mg CO<sub>2</sub>・dm<sup>-2</sup>・hr<sup>-1</sup>程度と比較的低くなっていることを示し、こうした違いは樹種間における耐陰性



の差によるものとしている。本研究の単木当りの葉面積の違いは光合成速度に対応していたことから、樹種間で見られた単木当りの葉面積の違いは、個々の樹種の耐陰性の差、すなわち、イタヤカエデが最も耐陰性が高いということに対応しているのかもしれない。

当年生シュートの長さは、いずれも5 cmを超えるものが少なく短いシュートから構成されていた。崙元・武田(1993)は、異なる光環境を形成しているアカマツ林とヒノキ林の下層に生育している灌木2種の当年生シュートの長さを調べ、光環境の厳しいヒノキ林下において、いずれの樹種の当年生シュートも小型化していることを報告している。また、当年シュートレベルにおけるC/F比(葉重に対するシュート重の比)とシュート長の間に正の相関関係が見られることを報告しており、シュートの小型化は当年シュートの維持の上で有利になると考えられることから、シュートの小型化は被陰に対する維持調節機構と解釈している。本研究の調査木も閉鎖林下という光ストレス下にあったことから、シュートの小型化はこの調節機構が発揮された結果と考えられる。

シュートの季節的な伸長様式は、いずれの樹種も層位間で差が見られず、伸長量のみが樹冠下方へ向けて小さくなった。また、芽の生産率も概して樹冠下方へ向けて小さくなる傾向を示した。一方、芽の活性は、いずれの樹種も層位に対する増減は見られなかったが、20%~35%とかなり低かった。樹冠内の光環境は、ふつう、葉群の相互被陰によって樹冠下方へ向けて悪化するために、不均一となっている。したがって、本研究において見られた樹冠構造や動態の不均一性は、光環境の不均一分布に対応したものと考えられる。

芽の生産率は、ミズナラ、ヤチダモともに6個程度となっていたが、芽の活性率は、ミズナラが35%程度、ヤチダモが20%程度であった。実際に一本のシュートに付いている芽のうち伸びる芽の数を計算すると、ミズナラが2本、ヤチダモが1本となり、かなり低いことがわかる。また、いずれの樹種のシュートの伸長量も、最上部でさえ平均3~4 cmとなっていた。したがって、芽の動態(活性、伸長量、生産率)を総合的に考えると、いずれもかなり小さくなっていたことから、被陰された森林下層において非同化器官の増加を極力抑えようとした芽の行動と捉えることができる。このことは、単木当りの当年生シュート数が、経年的にほぼ一定していたことから、儉約的に耐え忍んでいることが推察される。

樹形は、いずれの樹種も主軸を失い、側方へ枝を発達させていた。個体当りの着葉量は、樹高4 m程度以上では樹高にかかわらず一定化するために、光ストレス下において樹高増加はリスクを伴うことになる(崙元・武田 1989)。こうしたことから、側方への著しい枝張りは、樹高増加を極力抑え、光ストレス下で効率的な生産を行なう上で有利な樹形であるとされる単層的な葉群配置(Horn 1970)を実現しようとした結果と考えられる。

以上、閉鎖した落葉広葉樹林の下層における林冠木種の若木の維持様式を見てきたが、閉鎖林下においては、林冠木種と言えども臨界樹高に達すると樹高成長や、樹冠を構成する基本単位のサイズや数の増加を抑え、単層的な葉群配置によって耐え忍んで個体を維持するという林冠木種の若木段階における個体維持様式が明らかとなった。

## 引用文献

- 1) Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61. 2133~2139
- 2) Kikuzawa, K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 2. Small trees and shrubs. *Can. J. Bot.* 62. 2551~2556
- 3) 小池孝良(1985) 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種. 天然林を考える, 北方林業会

- 4) Koike, T. (1990) Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* 7. 21~32
- 5) 只木良也 (1976) 森林の現存量. *日林誌*. 58. 416~423
- 6) 菊沢喜八郎 (1978) 北海道における天然生広葉樹林の収量-密度図. *日林誌*. 60. 56~63
- 7) 菊沢喜八郎 (1979) ミズナラを主とする広葉樹林の収量-密度図. *日林誌*. 61. 8~14
- 8) Seiwa, K., Kikuzawa, K. (1991) Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Can. J. Bot.* 69. 532~538
- 9) 清和研二 (1991) ハルニレの種子散布と出現. *日林北支論*. 40. 77~79
- 10) 寄元道徳・佐藤修一・渡辺康弘 (1992) 針広混交林に異なった光環境下におけるトドマツ若木の樹冠の構造と動態. 103回日林論. 395~396
- 11) Ardhana, I.P.G., Takeda, H., Sakimoto, M., Tsutsumi, T. (1988) The vertical distributions of six understory tree species in a *Chamaecyparis obtusa* forest. *Trees* 2. 143~149
- 12) 寄元道徳・武田博清 (1989) 天然生アカマツ・ヒノキ林におけるヒノキ下層木の樹冠形態の可塑性とその更新. 100回日林論. 345~346
- 13) 寄元道徳・武田博清 (1993) アカマツ・ヒノキ天然林の異なる光環境下におけるヒサカキとコバノミツバツツジの樹冠の構造. 京大演習林報告. 65. 77~84
- 14) Horn, H.S. (1970) *The adaptive geometry of trees*. Princeton Univ. Press

## Summary

The relationships between the amounts of leaves and height of trees were studied for the saplings of canopy trees in a northern deciduous hardwood forest. The relationships showed two phases. In the increasing phase, the height growth allowed saplings to expand the canopy by increasing the number of leaves. In the stationary phase, the number of leaves was relatively constant number irrespective of tree height from 4 to 6 m. The number of leaves in the stationary phase represents the maximum number of leaves that can be supported by trees under closed canopies.

From the analysis of modules (bud, leaf, shoot), activities and bud production rate per bud were low and shoots were miniaturized. The number of current shoots per a tree was constant annually. The crown architecture of saplings was the umbrella-like showing arrest of height growth. The saplings of canopy trees attained the stationary phase and were maintained without increasing the sizes and numbers of modules under the closed canopies.